Die Fossilgeschichte der Bienen und ihrer nächsten Verwandten (Hymenoptera: Apoidea)

M. OHL & M.S. ENGEL

Abstract: **Fossil history of the bees and their relatives.** The bees (Apoidea: Anthophila) first diverged from the spheciform wasps sometime in the later part of the Early Cretaceous, about 125 million years ago. The sister group of the bees is probably the Crabronidae within the paraphyletic Sphecidae, which contains about 90 % of the described spheciform diversity. The palaeoentomological data for sphecids are relatively poorly understood, but support the assumption of an early Cretaceous origin of the Apoidea (bees + sphecids). Cladistic, paleobotanical, and paleclimatological evidence suggests that the bees and sphecids originated in semi-arid regions of Gondwanaland and diversified from there. By the Late Cretaceous the major lineages had been established and these persisted into the Early Tertiary, with seemingly little affect from the K-T mass extinction event. The bees appear to have experienced more significant losses during the dramatic episode of global cooling marking the Eocene-Oligocene transition (one of the famed, "lesser" mass extinction events). Indeed, at this time several lineages of eusocial bees became extinct, leaving the four distinctive survivors of the corbiculate bees (i.e., honey bees, bumble bees, orchid bees, and stingless bees). Incorporating these "missing" tribes into phylogenetic studies supports the single origin hypothesis for eusocial and advanced eusocial behavior within this group of bees. During the Oligocene the bee and sphecid wasp fauna took on a relatively modern appearance and as such can be thought of as the epoch in which the modern bee fauna was born. Bees from the Oligocene and younger deposits provide evidence of localized extinctions (e.g., losses of several genera from the West Indian islands), recent episodes of diversification (e.g., speciation events among the honey bees), and other smaller-scale, evolutionary phenomena.

Key words: Apoidea, Anthophila, Sphecidae, apoid wasps, fossils, geological history.

Einleitung

Es wird häufig übersehen, dass etwa 99 % der globalen Lebewelt bereits ausgestorben ist. Organismengruppen erscheinen, diversifizieren sich, existieren für eine gewisse Zeit, bis schließlich ein gewisser Teil der Nachfahren der – bereits ausgestorbenen – Ahnen dieser Organismen wieder ausstirbt, und nicht selten trifft es den größten Teil. Entsprechend sind Aussterbeprozesse ein wesentlicher Faktor der organismischen Evolution, der nachhaltig die biologische Vielfalt formt, aber häufig von Neontologen, besonders von Entomologen, ignoriert wird. Selbst eine oberflächliche Analyse der meisten Insektengruppen zeigt nachdrücklich, dass ein signifikanter Teil der meisten Taxa heute bereits nicht mehr existiert. Dieser historische Abschnitt der organismischen Vielfalt hat erheblichen Einfluss auf unsere Interpretation genealogischer Beziehungen und unser Verständnis biogeografischer Muster und der Evolution biologischer Phänomene. Die paläontologische Dimension der organismischen Evolution ist daher essentieller Teil evolutiver Erklärungen und zeigt die Bedeutung historischer Prozesse für die gegenwärtige Biodiversität. Dies betrifft besonders Aussterbeereignisse, auch wenn diese manchmal nicht durch einen befriedigenden Fossilnachweis dokumentiert sind. Unabhängig von der Zahl untersuchter Merkmale, sequenzierter Gene und berücksichtigter rezenter Arten, unser Bild von Evolutionsprozessen bleibt ohne einen paläontologischen Rahmen unvollständig.

Als die wichtigsten Bestäuber von Blütenpflanzen sind die Bienen (Apoidea: Anthophila) eine der ökologische bedeutsamsten Tiergruppen überhaupt und verdienen damit zweifellos besondere Aufmerksamkeit. Einblicke in ihre Evolution – ihr Ursprung und die sich anschließende Diversifikation, die zu ihrer enormen Diversität führenden Faktoren, ihre Biogeografie, sowie die Bedeutung spezifischer Verhaltens- und anderer biologischer Merkmale – sind von zentraler Bedeutung für ein tieferes Verständnis der Rolle der Bienen in dem komplexen Netzwerk der biologischen Vielfalt. Auch wenn heute Bienen immerhin eine globale Artenzahl von mindestens 20.000 erreichen (MICHENER 2000), ist dies zweifellos nur ein Bruchteil der Arten, die seit ihrem ersten Auftreten vor etwa 125 Millionen Jahren existiert haben. Der erdgeschichtliche Blick auf die Bienen schließt die Frage nach dem Ursprung der Bienen ein, was in moderner Terminologie gleichbedeutend ist mit der Frage nach ihren nächsten Verwand-

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007): 687-700

ten. Es ist heute unzweifelhaft, dass dies die Grabwespen (Apoidea: Sphecidae) oder eine ihrer Teilgruppen sind (Abb. 1). Erst die paläontologische Betrachtung der Stammesgeschichte der Bienen und ihrer Grabwespen-Verwandten erlauben tiefere Einblicke in die historischen Prozesse, die zur heutigen globalen Diversität, aber auch zur Entstehung hochkomplexer Verhaltensstrategien, wie beispielsweise der Evolution von Sozialität bei Bienen, geführt haben. Bienen- und Grabwespenfossilien sind selten, aber ihre Zahl hat im Laufes des letzten Jahrzehnts dramatisch zugenommen (ENGEL 2001a; OHL 2004). In der vorliegenden Arbeit wollen wir zusammenfassen, was uns die bisher bekannten Fossilien von Bienen und Grabwespen über ihre wechselhafte Geschichte zu erzählen haben.

Ursprünge: Eine Gondwana-Story

Woher kommen die Bienen? Die Bienen, oder Anthophila, sind eine stark abgeleitete Gruppe der Überfamilie Apoidea, die wiederum eine abgeleitete Gruppe der aculeaten Hymenopteren sind, der so genannten Wehrstachelimmen. Die Aculeata (eine Teilgruppe der Vespomorpha innerhalb der Apocrita, derjenigen Wespen mit Einschnürung zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment, also mit Wespentaille) sind fossil seit der frühesten Kreide bekannt. Auch wenn die bereits ausgestorbene, spät-jurassische Überfamilie Bethylonymoidea (innerhalb der Paraculeata) wahrscheinlich in die Stammgruppe der Aculeata gehört, sind eindeutig den Aculeata angehörende Fossilien erst seit der Unterkreide bekannt. Aus dieser Zeit gibt es diverse Fossilnachweise basaler Aculeaten, insbesondere zahlreiche morphologisch ursprüngliche Chrysidoidea und Vespoidea, aber auch einige auffallend urtümliche Vertreter der Angarosphecidae, die wahrscheinlich Stammgruppenvertreter der Apoidea, also von Grabwespen und Bienen, sind. Unter den hochrangigen Teilgruppen der Grabwespen sind wahrscheinlich die Crabronidae (z.B. PRENTICE 1998; MELO 1999) oder eine Teilgruppe der Crabronidae (z.B. ALEXANDER 1992; OHL & BLEIDORN 2006) die nächsten Verwandten der Bienen (Abb. 1). Die so genannten „höheren" Grabwespen (das sind die Crabronidae und Sphecidae im engeren Sinne) erscheinen im Fossilbefund in der späteren Phase der Unterkreide. Die ältesten, definitiven Vertreter der Crabronidae stammen aus dem Bumesischem Bernstein der obersten Unterkreide (Alb) (ANTROPOV 2000; ENGEL pers. Beob.) und sind nicht notwendigerweise ursprüngliche Vertreter dieser Familie. Dies bedeutet, dass die Crabroniden-Bienen-Aufspaltung zu einem Zeitpunkt von vor mehr als 110 Millionen Jahren stattgefunden haben muss. Auf der Basis des gesamten Fossilnachweises von Grabwespen scheint dieser Zeitpunkt bei eher 120-125 Millionen Jahren zu liegen und gibt uns so eine Näherung an das Maximalalter der Bienen. Da fossile Reste von Halictinen-Nestern bereits aus der frühesten Oberkreide (Cenoman) und ein Ganzkörperfossil einer abgeleiteten, corbiculaten Apinae aus der Oberkreide (Abb. 2a; *Cretotrigona prisca*) nachgewiesen sind, haben anscheinend die Bienen vergleichsweise schnell nach ihrer Entstehung eine enorme Diversifikation erfahren. Entsprechend viele kladogenetische Ereignisse haben in der Zeit zwischen der Entstehung der Bienen und dem Auftreten von Halictinen und Meliponinen später in der Kreide stattgefunden. Trägt man diese Fossilnachweise auf einen aktuellen Stammbaum der Apoidea auf und kalibriert man diesen mit Hilfe fossiler Sphecidae (im engeren Sinne), Crabronidae, den Halictinen-Nester und schließlich der oberkreidezeitlichen Meliponine, ergibt sich ein Zeitfenster von etwa 110-95 Millionen Jahre vor heute für die hauptsächlichen Diversifikationsereignisse der Bienen (Abb. 1), was bemerkenswert gut mit der hervorragend dokumentierten, adaptiven Radiation der Blütenpflanzen übereinstimmt.

In welchem geografischen Gebiet der Erde fand nun die Entstehung der Bienen und ihre erste Diversifikation mutmaßlich statt? Die begrenzten Belege scheinen darauf hinzudeuten, dass die ursprünglichen Bienen (und Grabwespen) eine Gondwana-Verbreitung hatten. Heutzutage kommen Bienen und Grabwespen in einer großen Zahl unterschiedlicher Habitate vor, vom dichten, tropischen Urwald, den Steppen und Wäldern der gemäßigten Zonen, bis hin zu den ariden Wüsten. Eine Analyse der Habitatpräferenzen der meisten morphologisch ursprünglichen Bienen- und Grabwespengruppen deutet daraufhin, dass der Ursprung der Bienen und der Apoidea klimatisch in ariden, subtropischen bis gemäßigten Regionen zu vermuten ist (ENGEL 2001a). Es ist in der Tat so, dass viele rezente reliktäre Bienengruppen auch heute noch in derartigen Habitaten leben, z.B. viele Paracolletinae, die Scraptrinae, einige Diphaglossinae, die Penapini, einige ursprüngliche Andreninae, die Euherbstiinae, Meganomiinae, Fideliini, Pararhophitini, einige ursprüngliche Lithurginae und schließlich die Manueliini. Ähnliches gilt auch für offenbar reliktartig verbreitete Grabwespengruppen, so beispielsweise einige Dolichurini, die meisten ursprünglichen Sphecini, Astatini und Dinetini, Laphyragogini, Entomosericini, sowie einige andere Gruppen. Da die Bienen sich irgendwann im späteren Verlauf der frühen Kreide von den Grabwespen-Vorfahren abgetrennt haben, sollte man für diese geologische Zeit das Vorkommen entsprechender Habitate erwarten. Es ist in der Tat so, dass die allgemeine Durchschnittstemperatur der Erde damals signifikant höher war als heute und dass die warmen Regionen sich weit in Richtung der Pole erstreckten. Wahrscheinlich haben sich zudem die Angiospermen ursprünglich in den trockenen Teilen Gondwanas entwickelt und diversifiziert (RAVEN & AXELROD 1974; TAYLOR & HICKEY

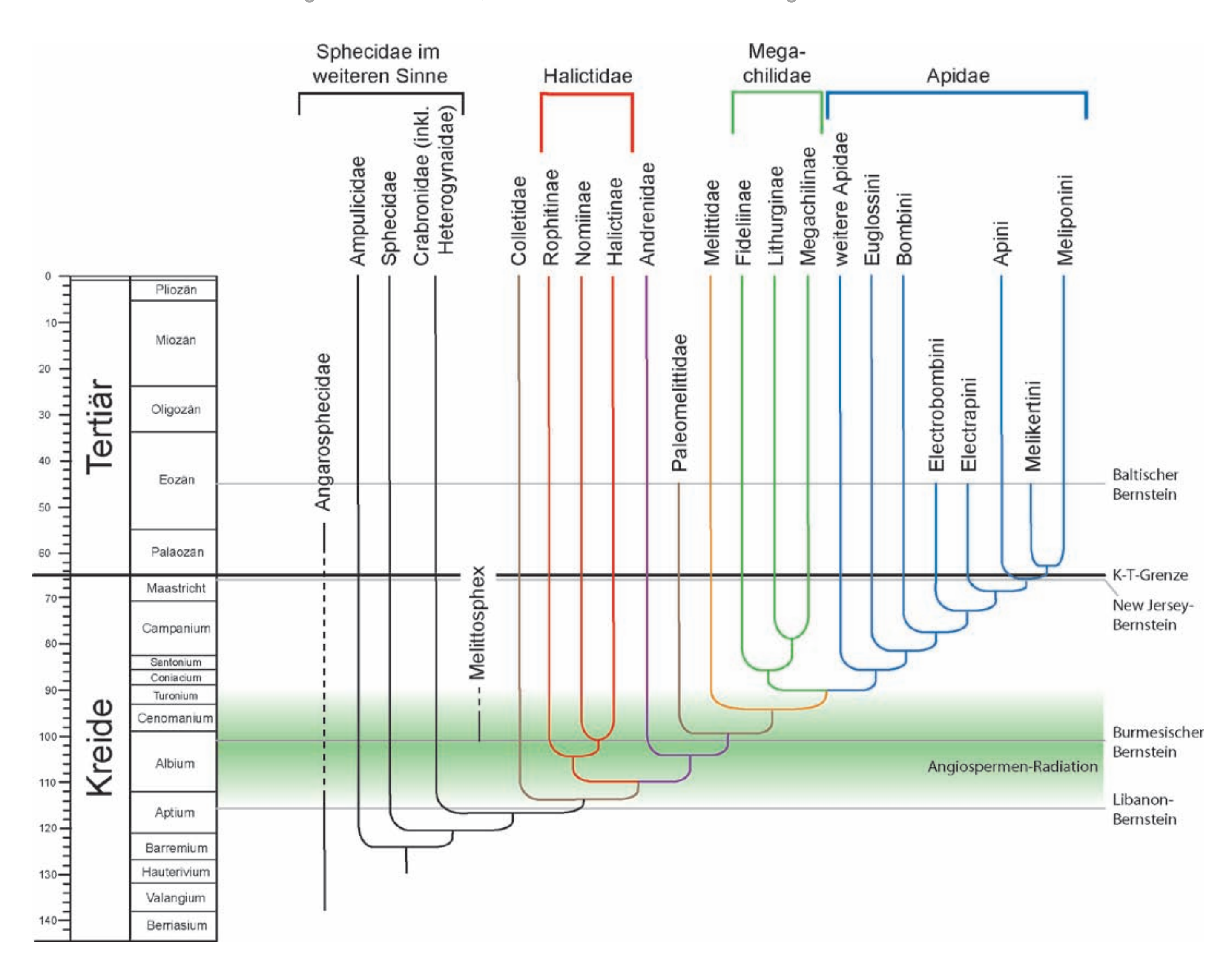


Abb. 1: Verwandtschaftsschema der Apoidea mit geologischer Zeitachse und Kennzeichnung einiger wesentlicher Insektenfundlagerstätten und dem mutmaßlichen Zeitabschnitt der Hauptphase der Angiospermenradiation. Zusammengefasst nach mehreren Autoren (Details im Text).

1992), und diese Hypothese ist ein wichtiges Puzzleteil für die Rekonstruktion der Ursprungsregion von Bienen und Grabwespen. Aber erst die Kombination dieser drei Elemente – die paläoklimatischen Daten im Zusammenhang mit der mutmaßlichen Habitatpräferenz der „Protobiene" und die frühe Angiospermen-Radiation – ist die Grundlage für eine robuste historisch-geografische Hypothese (ENGEL 2001a). Ursprüngliche Linien wie die Paracolletinae schafften es, sich weit über die südlichen Kontinente auszubreiten bevor die Landmassen sich trennten. Vorfahren anderer Bienengruppen dagegen differenzierten sich entweder erst später in der mittleren Kreide (als die Bedeutung von Meeresarmen zwischen den neu entstandenen Kontinenten als isolierende Barriere dramatisch zunahm), oder sie starben zu einem nicht geringen Teil deutlich später in der Kreide oder – was noch wahrscheinlicher ist – erst im Tertiär beim Übergang vom Eozän zum Oligozän aus. Die Fideliinae beispielsweise waren mit Sicherheit einst weit verbreitet, aber nachdem sich im Tertiär das globale Klima signifikant änderte, beschränkt sich seitdem ihre Verbreitung auf Reliktvorkommen in Chile, Marokko (entlang des Atlas-Gebirges) und in Afrika südlich der Sahara, wo entsprechende trocken-warme Habitate weiterhin zur Verfügung standen und noch stehen (ENGEL 2002, 2004a). Es ist daher wahrscheinlich so, dass hohe Aussterberaten einen erheblichen Teil der gegenwärtigen Bienen-Biogeografie erklären können. Viele Insektengruppen mit „südlich-disjunkter" Verbreitung zeigen in Wirklichkeit ein „südlich-reliktäres" Vorkommen (siehe Beispiele in GRIMALDI & ENGEL 2005), und dies scheint bei vielen Bienengruppen zuzutreffen.

Bienen sind letztlich nichts anderes als pollenophage, also pollenfressende Wespen, deren Larven sich im Gegensatz zu ihrer Wespen-Verwandtschaft von einer



Abb. 2a-f: Verschiedene fossile Bienen. (**a**) *Cretotrigona prisca* (MICHENER & GRIMALDI) (New Jersey-Bernstein; Oberkreide: ENGEL 2000a). (**b**) *Halictus* sp. (Rubielos de Mora-Becken, Spanien; Frühes Miozän: ENGEL & PEÑALVER 2006). (**c**) *Melissites trigona* ENGEL (Baltischer Bernstein, Mittleres Eozän: ENGEL 2001a). (**d**) *Apis henshawi* COCKERELL (Rott, Deutschland; Oligozän: ENGEL 1998). (**e**) *Oligochlora eickworti* ENGEL (Dominikanischer Bernstein, Frühes Miozän: ENGEL 1996). (**f**) *Protobombus messelensis* ENGEL & WAPPLER (Messel, Deutschland; Mittleres Eozän: WAPPLER & ENGEL 2003). Copyright von Abb. 2a-f: M.S. Engel.

Pollen-Nektar-Mischung statt von toten oder gelähmten Körpern verschiedener Arthropodengruppen ernähren. Wie aber könnte der folgenschwere Übergang von zoophager zu phytophager Larvenernährung stattgefunden haben? Diese Frage ist eng verknüpft mit den Fragen, wie Bienen überhaupt entstanden sind und wie die erste Biene – die Protobiene – aussah. Die adulte Protobiene wird mäßig robust gewesen sein, mit mäßiger Behaarung, einer kurzen Zunge und einer breiten Glossa, ganz so wie es bei den meisten Grabwespen der Fall ist (ENGEL 2001a). Pollen wurde äußerlich transportiert (und nicht in einem Kropf wie bei Hylaeinen und Euryglossinae), und das Weibchen wird ein einfaches Bodennest angelegt haben, das in eine oder nur wenige Brutzellen mündet, denen die zellophanartige Auskleidung fehlt, wie sie von heutigen Colletidae bekannt ist (ENGEL 2001a). Wie es dazu kam, dass die Protobiene begann, Pollen statt tierischer Beute als Larvennahrung einzutragen, ist unklar. Es scheint aber sinnvoll zu sein, von der Zwischenstufe einer omnivoren Larve auszugehen. Es ist denkbar, dass Wespen, nachdem sie ihre Beute auf frühen Angiospermen-Blüten gefangen haben und in ihre Nest zurückkehrten, oder zumindest ihre Beute erheblich von Pollen bedeckt waren. In der frühesten Phase geschah die larvale Pollenaufnahme daher rein zufällig, während die Arthropodennahrung weiterhin die primäre Nährstoffquelle der Larven blieb (ENGEL 2001a). Nachdem die Wespenlarve also zufällig die Möglichkeit bekommen hatte, Pollen aufzunehmen und dann auch als Proteinquelle zu verwerten, war es nur noch ein kurzer Weg, bis Pollen als Larvennahrung die primäre und bald einzige Nahrungsquelle wurde. Eine weibliche Grabwespe (oder Protobiene) konnte auf diese Weise die aufwändige Suchzeit nach Larvennahrung reduzieren, weil Blüten mit auffälligen Signalen um Bestäuber werben (wie sie es in der Kreide bereits für Kä-

fer- und Fliegenbestäuber getan haben) und weil tierische Beute mobil ist und aktiv versucht, sich vor dem Jäger zu verstecken. Die Bedeutung anderer, negativer Konsequenzen, wie beispielsweise das Risiko von Verletzungen oder sogar Tod des Larvennahrung suchenden Weibchens durch wehrhafte, sich selbst verteidigende Beute, nimmt durch die Bevorzugung pflanzlicher Nahrung ebenfalls signifikant ab. Im Rahmen eines solchen Szenarios würde ein entsprechender Selektionsdruck den Übergang von tierischer Larvennahrung von Grabwespen zu obligatorisch-vegetarischer Ernährung von Bienen deutlich begünstigen (ENGEL 2001a). Diese bescheidenen unterkreidezeitlichen Anfänge waren der Ausgangspunkt für die Diversifikation der Apoidea zu einer der bedeutendsten und vielfältigsten Insektengruppen überhaupt.

Grabwespen: Die liebe Verwandtschaft

Grabwespen sind mit etwa 10.000 derzeit bekannten Arten ebenfalls sehr umfangreich und stellen sich als eine morphologisch und verhaltensbiologisch sehr heterogene Wespengruppe dar. Als Adulte sind alle Grabwespen-Arten Blütenbesucher und ernähren sich von Pollen und Nektar. Die Weibchen tragen für ihre Nachkommenschaft durch Stiche gelähmte Arthropoden ein, die sehr unterschiedlichen systematischen Gruppen angehören können, die häufig aber für die einzelnen Grabwespen artspezifisch sind. Bis auf sehr wenige Ausnahmen (die südamerikanische Gattung *Microstigmus*) bauen alle Grabwespen Einzelnester, auch wenn diese nicht selten in umfangreichen Nestaggregationen vorkommen. Die kleinsten Grabwespenarten haben eine Körperlänge von kaum mehr als 1,0 Millimeter, während die größten Arten über 50 Millimeter lang werden können.

Im Gegensatz zu Bienen, die eine ganze Reihe typischer Erkennungsmerkmale aufweisen, ist es nicht möglich, auch nur ein Einzelmerkmal zu nennen, an dem Grabwespen als Grabwespen erkannt werden können. Dies ist kein artifizielles Problem sondern liegt in den Grabwespen selbst begründet (Abb. 1). Phylogenetische Untersuchungen haben unzweifelhaft gezeigt, dass es sich bei den Grabwespen nicht um ein natürliches Taxon handelt, das auf eine, ihr allein angehörende Stammart zurückgeht (z.B. PRENTICE 1998; MELO 1999; OHL & BLEIDORN 2006). Vielmehr sind die Grabwespen eine künstliche Gruppierung von in altertümlichen (plesiomorphen) Merkmalen ähnlichen Arten, die daher auch kein einmaliges Eigenmerkmal (Apomorphie) besitzen. Der paraphyletische, also nicht-natürliche Status der Grabwespen hat dabei verschiedene Implikationen für das Verständnis ihrer Evolution.





Abb. 3a-b: Blattschneider-Bienen (*Megachile* spp.) und ihre Spuren. (**a**) Eine häufige *Megachile*-Art in Kansas (USA). (**b**) Ein Dicotyledonen-Blatt aus dem mittleren Eozän mit auf Blattschneider-Bienen zurückgehenden Beschädigungen (WAPPLER & ENGEL 2003). Copyright von Abb. 3a-b: M.S. Engel.

Da kein Zweifel daran besteht, dass Grabwespen und Bienen zusammen ein durch zahlreiche evolutive Innovationen gut begründete Monophylum sind (das üblicherweise den Namen Apoidea trägt), impliziert der paraphyletische Status der Grabwespen, dass nicht die gesamten Grabwespen die Schwestergruppe der Bienen sein können, sondern nur ein Teil. Welches aber dieser Teil ist, wird weiterhin kontrovers diskutiert. Es scheint allerdings vieles dafür zu sprechen, dass es sich um die so genannten Crabronidae handelt, die mit etwa 9000 beschrieben Arten etwa 90% des Artenspektrums aller Grabwespen umfassen (Abb. 1; OHL & BLEIDORN 2006).

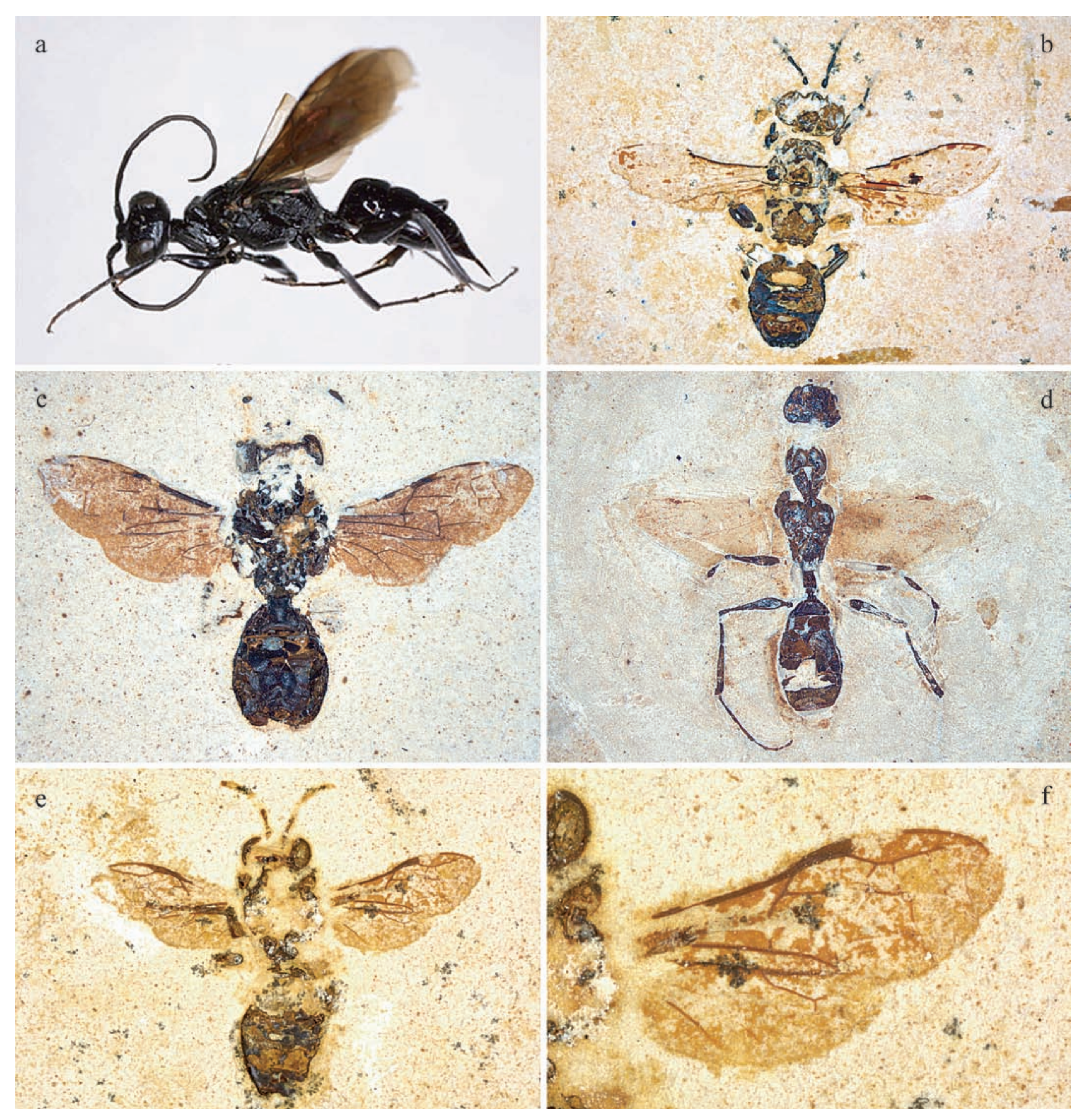


Abb. 4a-f: (**a**) Weibchen einer unbeschriebenen, rezenten *Dolichurus*-Art von Papua Neuguinea (Bishop Museum, Honolulu); (**b-f**) fossile Apoidea aus der Santana-(oder Crato-)Formation aus Brasilien, Unterkreide, Aptium bis Albium: (**b**) *Angarosphex magnus* (Darling) (Museum für Naturkunde, Berlin, Nr. MB.I.2009); (**c**) *Angarosphex* sp. (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Nr. 66300); (**d**) mögliche Ampulicidae (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Nr. 66294); (**e-f**) *Angarosphex parvus* (Darling) (Museum für Naturkunde, Berlin, Nr. MB.I.2010): (**e**) Habitus; (**f**) Flügeldetail. Copyright von Abb. 4a-b, e-f: M. Ohl; Abb. 4c-d Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.

Die Paraphylie der Grabwespen, und damit das Fehlen apomorpher, also abgeleiteter Eigenmerkmale der Grabwespen führt dazu, dass Fossilien, selbst wenn sie unzweifelhaft den Aculeata oder sogar den Apoidea zugeordnet werden können, im Grunde nicht positiv als Grabwespen erkennbar sind. Erst die Merkmalskombination „Besitz der Apomorphien der Apoidea“ und „Fehlen der Apomorphien der Bienen“ charakterisieren eine Grabwespe unzweifelhaft. Eine der wichtigsten Apomorphien der Apoidea aber, der Besitz eines abgerundeten Pronotallobus am Thorax, ist bei Fossilien, insbesondere bei Sedimentfossilien mit dorsoventraler

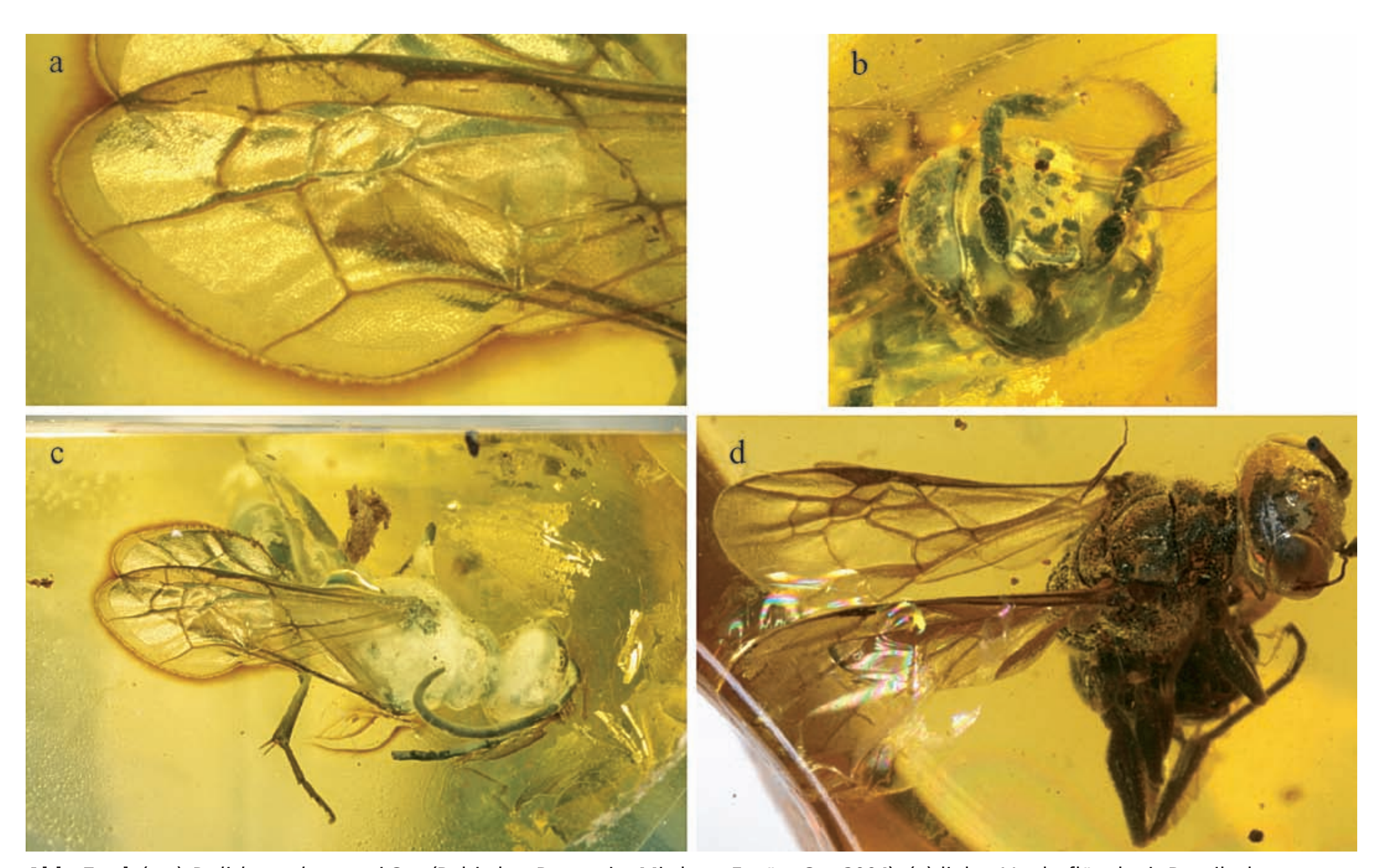


Abb. 5a-d: (**a-c**) *Dolichurus heevansi* OHL (Baltischer Bernstein, Mittleres Eozän: OHL 2004). (**a**) linker Vorderflügel mit Details der Flügeladerung. (**b**) Kopf in Frontalansicht mit charakteristischer Frontalplatte zwischen den Antennenbasen. (**c**) Gesamthabitus. (**d**) *Protodolichurus* sp. (Baltischer Bernstein, Mittleres Eozän; Privatsammlung Janzen). Abb 5a-c aus OHL 2004, Journal of the Kansas Entomological Society. Copyright von Abb. 5d: M. Ohl.

Kompression, häufig nicht erkennbar. Zusätzlich scheinen die Angarosphecidae, mutmaßliche Stammgruppenvertreter der Apoidea, zumindest teilweise keinen Pronotallobus zu besitzen, so dass sie hierin ursprünglicher zu sein scheinen als die rezenten Grabwespen. Aus pragmatischen Gründen wurden daher fossile Aculeata mir Grabwespen-ähnlicher Flügeladerung und ohne die Apomorphien der Bienen oder eines der Teiltaxa der Vespoidea in der mit Sicherheit ebenfalls paraphyletischen Gruppe der Angarosphecidae zusammengefasst. Außer der generellen Übereinstimmung im allgemeinen Körperbau und besonders der Flügeladerung, was auch eine Plesiomorphie sein oder auf Konvergenz zurückgehen kann, gibt es wenige Argumente, die für eine definitive Position der meisten frühkretazischen „Grabwespen" innerhalb der Apoidea oder der Aculeata sprechen.

Das älteste, zweifellos den Apoidea angehörende Fossil entstammt dem Libanesischem Bernstein (Apt; Abb. 1) und zeigt einige der Apomorphien der Apoidea und auch der Ampulicidae (siehe OHL 2004). Die meisten der anderen, als Grabwespen interpretierten Kreidefossilien gehören ebenfalls zu den Ampulicidae (z.B. *Gallosphex cretaceus* SCHLÜTER, 1978, aus Französischem Bernstein, oder die Arten der Apodolichurini, Cretampulicini und Mendampulicini (ANTROPOV 2000)) oder den paraphyletischen Angarosphecidae. Nur wenige kretazische Arten wie zum Beispiel *Lisponema singularis* EVANS, 1969 zeigen trotz ihres reduzierten Merkmalssets Affinitäten zu anderen, rezenten Grabwespentaxa höheren Ranges.

Es ist bemerkenswert, dass *Eosphecium naumanni* BROTHERS & ARCHIBALD, 2000 aus dem frühen Eozän Kanadas als Vertreter der Angarosphecidae gesehen wird (PULAWSKI et al. 2000). Dies ist damit der erste Nachweis der Angarosphecidae aus dem Känozoikum, während diese Gruppe bislang nur aus kreidezeitlichen Fundstätten bekannt geworden ist (Abb. 1). Die genaue phylogenetische Bedeutung der Angarosphecidae aber ist weiterhin unklar und bedarf einer detaillierten phylogenetischen Analyse.

Auch wenn anzunehmen ist, dass wegen des frühkreidezeitlichen Entstehens der Bienen die hauptsächlichen Linien der Grabwespen ebenfalls in der frühen Kreide entstanden sein dürften, sind die meisten Grabwespentaxa erst aus dem Känozoikum bekannt. Der Baltische Bernstein (Abb. 1, 2c, 5a-d) liefert hier eine enorme Zahl an Grabwespen-Inklusen, wobei naturge-

mäß kleine, holznistende Arten bei weitem überwiegen. Dies betrifft insbesondere viele Arten der Crabronini (z. B. die Gattung *Crossocerus* und Verwandte), die erst zu einem Bruchteil wissenschaftlich erfasst sind (OHL, pers. Beob.). In Bernstein sehr viel seltener, aber dank auffallender morphologischer Merkmale meist gut erkennbar, sind die auf Baumrinde schnell laufenden oder fliegenden Schabenjäger der Familie Ampulicidae (Abb. 4a, 5a-d; siehe z. B. OHL 2004).

Viele Grabwespen, besonders die verhältnismäßig ursprünglichen Vertreter der Sphecidae im engeren Sinne, besitzen eine bedeutende Körpergröße, und es ist daher wenig wahrscheinlich, dass sie in Harzen konserviert werden. Einige oligozäne und miozäne Fossilien sind den rezenten Gattungen *Ammophila* und *Sphex* zugeordnet worden, aber diesen Interpretationen liegen meist oberflächliche Ähnlichkeiten des allgemeinen Körperbaus und der Flügeladerung zugrunde.

Für Grabwespen ist generell die paläoentomologische Datenbasis sehr viel schlechter als für Bienen, was unter anderem auch an systematischen Problemen der Erkennung der Grabwespen selber liegt. Darüber hinaus sind aber fossile Grabwespen bislang nur wenig beachtet worden, und insbesondere übergreifende, paläobiologische und paläoökologische Untersuchungen von Grabwespen fehlen bislang völlig. Es ist aber zu erwarten, dass die Fossilgeschichte der Grabwespen zahlreiche interessante Aspekte liefern kann, und insbesondere in Hinsicht auf die Entstehung der Bienen und ihrer Grabwespen-Schwestergruppe ist ein genauerer Blick auf fossile Grabwespe zweifellos nutzbringend.

Melittosphex – To bee or not to bee

Der jüngst publizierte Nachweis einer Biene aus Kreide-Bernstein (POINAR & DANFORTH 2006) ist ein bemerkenswerter Beitrag zur Fossilgesichte der Apoidea. Das Fossil wurde mit großem Aufhebens als die „älteste fossile Biene“ in *Science* publiziert und erfuhr dadurch breite mediale Aufmerksamkeit. Aber ist diese Biene wirklich eine Biene? Es macht den Eindruck, als hätten die Autoren die Definition von „Biene“ auf bestimmte Merkmale einschränken müssen, um *Melittosphex* zur Biene zu „machen“. Die definitorisch derart erweiterten Bienen schließen nun Organismen ein, die die zentrale ökologischen Funktion der Bienen – besonders ihre mutualistische Verbindung mit den Blütenpflanzen – besitzen können oder auch nicht. Während traditionell in den Bienen vorwiegend vegetarische Abkömmlinge von Grabwespen gesehen werden, also adulte Organismen, die Pollen und Nektar sammeln, der dann von den Bienenlarven konsumiert wird, begründen POINAR & DANFORTH ihre Zuweisung des kritischen Fossils zu den Biene einzig mit gefiederten Haaren und einem leicht verbreiterten Hinterbasitarsus. Grundsätzlich kann aber nicht ausgeschlossen werden, dass *Melittosphex* genau wie andere Grabwespen räuberisch gewesen sein mag. So wird ihr Status als Biene einzig durch ihre offenbar enge verwandtschaftliche Beziehung zu den eigentlichen Bienen bestimmt, aber nicht durch den Nachweis eigentlicher Bienenmerkmale. Die Behauptung, gefiederte Haare würden notwendigerweise Pollensammeln implizieren, ist falsch, da es räuberische bzw. parasitische, also nicht-pollensammelnde Wespen mit derartigen Haaren gibt, wie z.B. bei Sapygiden und Mutilliden, während andere Wespen wie die Masarinen, eine Crabronide und auch einige Bienen auch ohne gefiederte Haare sehr erfolgreich Pollen sammeln. Das einzige verfügbare Individuum von *Melittosphex* ist zudem ein verhältnismäßig schlecht erhaltenes Männchen, und es ist eben dieses Geschlecht, das selbst wenn es eine Biene wäre, keinen Pollen sammelt und als Larvennahrung transportiert. Jeder Pollen auf diesem Tier, so er denn wirklich vorhanden ist, wird daher zufällig auf den Körper gelangt sein. Die meisten aculeaten Hymenopteren beiderlei Geschlechts besuchen regelmäßig Blüten, um selber Nektar zu konsumieren, nicht aber, um Pollen für ihre Larven zu sammeln. Es gibt daher keinerlei Hinweis darauf, dass *Melittosphex* seine Brutzellen mit Pollen verproviantiert hat. Dies allerdings ist ein grundsätzliches Problem der Interpretation von Stammgruppen-Fossilien und impliziert die Frage, ab welchem Punkt in der Phylogenese der Apoidea wir von „Biene“ und nicht mehr von „Wespe“ sprechen wollen. Diese Abgrenzung ist zweifellos in gewisser Weise willkürlich, aber wo immer wir sie setzen, können fossile Stammgruppenvertreter erwartet werden, die zwar bereits einige Merkmale der „Bienen“ besitzen, in anderen aber den plesiomorphen Zustand der Grabwespen repräsentieren. Bemerkenswerterweise wurde diese „Falle“ möglicher Fehlinterpretationen von kreidezeitlichen Stammgruppenvertretern der Anthophila bereits von ENGEL (2001a: S. 155–158) vorhergesehen, und POINAR & DANFORTH scheinen genau in diese Falle geraten zu sein. Aus unserer Sicht ist das einzige wirklich verlässliche Merkmal zur Abgrenzung von Bienen und Wespen die Spezialisierung auf Pollennahrung durch die Larven, und fehlt diese, haben wir nichts anderes als spezielle Wespen. Da Hinweise auf vegetarische Larvennahrung von *Melittosphex* komplett fehlen and vor dem Hintergrund, dass die phylogenetische Position von *Melittosphex* offensichtlich außerhalb der „wahren“ Bienen anzunehmen ist, sollte *Melittosphex* als das gesehen werden, was das Fossil wirklich ist – nur eine weitere, apoide Wespe aus der Kreide, die einer Biene oberflächlich ähnlich ist. Man begibt sich auf unsicheres Pflaster, wenn das Set an Merkmalen, das ein bestimmtes Taxon charakterisiert,

willkürlich verändert wird. POINAR ist bekannt dafür, durch Erweiterung oder Einschränkung von Merkmalssets Taxa neu zu umfassen, um bestimmte Fossilien zu den jeweils ältesten, oder eben nicht den ältesten einer bestimmten Gruppe zu „machen". Jüngst wurde beispielsweise *Sphecomyrma* aus den „Ameisen" ausgeschlossen, um die zeitliche Verbreitung der Ameisen auf das Tertiär zu beschränken (POINAR et al. 1999; GRIMALDI & AGOSTI 2000). Sollen also Bienen all diejenigen Organismen sein, die einen leicht verbreiterten Hinterbasitarsus besitzen, dessen biologische Funktion unklar ist? Oder sind Bienen nicht eher diejenigen ökologisch-dominanten, apoiden Wespen, deren Adulte Pollen und Nektar als alleinige Larvennahrung eintragen? Die Antwort auf diese Fragen ruht bereits unfreiwillig in dem für dieses Fossil gewählten, ziemlich passenden Namen, *Melittosphex*, der „Bienenwespe" oder „Bienen-ähnliche Wespe" bedeutet.

Das Ende des Mesozoikums naht

Zum Ende der Kreidezeit waren alle großen Bienen- und Grabwespenlinien (also die typischerweise als Familien, Unterfamilien und wahrscheinlich viele der als Tribus kategorisierte Gruppen) bereits vorhanden oder zumindest durch fossile Stammgruppen-Vertreter nachweisbar (Abb. 1). Die Pflanzen der zweiten Hälfte der Kreide zeigten bereits eine bedeutende Vielfalt apomorpher Reproduktionsstrukturen in Anpassung an spezialisierte Bestäuber (CREPET 1996). An fossilen Blüten der Oberkreide ist bereits die enge strukturelle Verknüpfung mit Bienenbestäubern (Apinae) erkennbar, was gleichzeitig auch ein Beleg für das Vorhandensein recht stark abgeleiteten Bienen zu dieser Zeit ist (CREPET & NIXON 1998). Auch wenn mesozoische Körper- und Spurenfossilien von Bienen selten sind, ist die Diversität an Bienen in der späten Kreide bereits bedeutend. Dies belegen insbesondere das Auftreten von Halictinen-Nestern aus der frühesten Oberkreide (Cenoman) von Arizona (ELLIOTT & NATIONS 1998), einer Reihe von Bienennestern verschiedener Familien und Unterfamilien aus der Oberkreide des südlichen Südamerikas (GENISE & VERDE 2000, und schließlich das Auftreten einer abgeleiteten Bienengruppe (Meliponini) aus oberkreidezeitlichem Bernstein von New Jersey (MICHENER & GRIMALDI 1988; ENGEL 2000a: Abb. 1a). Schon allein die Meliponine des New Jersey-Bernsteins, *Cretotrigona prisca* (MICHENER & GRIMALDI), zeigt, dass die wesentlichen, cladogenetischen Phasen der Evolution der Hauptlinien der Bienen bis zum Ende der Kreide abgeschlossen waren.

Das Ende der Kreidezeit ist durch ein Massensterben vieler Organismengruppen gekennzeichnet, das allgemein als Folge des Einschlags eines oder mehrerer extraterrestrischer Objekte, also beispielsweise eines Asteroiden oder Kometen, interpretiert wird (ALVAREZ et al. 1980). In dieser Zeit kam es zu einem mehreren Impakt-Ereignissen innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne, die möglicherweise nur 300.000 Jahre umfasste (KELLER et al. 2004). Bis zum Ende der Kreide (Maastricht) waren bereits viele Tiergruppen, wie beispielsweise die Dinosaurier, deutlich zurückgegangen, und die endkreidezeitliche Katastrophe vollendete mit einem Schlag diesen Aussterbeprozess. Der Umfang der „globalen Vernichtung" durch dieses Impakt-Ereignis wird dabei möglicherweise überbewertet, da zahlreiche Organismengruppen scheinbar unbeeinträchtigt die K-T-Grenze überschritten haben. Es scheint in der Tat so, dass die Impakt-Ereignisse Katastrophen auslösten, die zwar einige bereits schwindende Gruppen endgültig zum Aussterben brachten, andere, verhältnismäßig widerstandsfähige Taxa aber verschonten. Der Chicxulub-Einschlag, der möglicherweise nahezu 300.000 Jahre vor der eigentlichen K-T-Grenze lag, war der Beginn einer Reihe von kleineren Impakt-Ereignissen in der Nordsee und der Ukraine (STEWART & ALLEN 2002; KELLEY & GUROV 2002). Der Shiva-Impakt direkt an der K-T-Grenze bezeichnete dabei möglicherweise das endgültige Finale dieser Prozesse (CHATTERJEE 1997). Unmittelbar am „Ground Zero" (in Yucatan oder an einer anderen Stelle) und in den Umgebungsbereichen der Einschläge ereilte unzählige Organismen der Tod, es kam zu enormen, lokalen Extinktionen. Tiergruppen mit weiter Verbreitung dagegen überstanden diese Ereignisse und erholten sich wahrscheinlich schnell nach jedem Impakt-Ereignis. Ein Beispiel sind die Meliponinen, die einst im nördlichen Nordamerika vorkamen, die aber dort nicht bis in das Tertiär überdauern konnten. Nach der globalen Abkühlung am Eozän-Oligozän-Übergang waren stachellosen Bienen nicht mehr in der Lage, eine derart nördlich gelegene und nun kühlere Region wiederzubesiedeln. Die Vermutung, *Cretotrigona* und die offenbar unbeschadet die K-T-Grenze überschreitenden Meliponinen seien ein Beleg dafür, dass der Yucatan-Impakt zum Ende der Oberkreide (oberes Maastricht) von geringerer Bedeutung für das K-T-Aussterben gewesen sein als bisher angenommen (KOZISEK 2003; ZAFFOS 2005), ist wohl übertrieben. Stattdessen ist es denkbar, dass die Meliponinen das nördliche Nordamerika während der jüngsten Kreide besiedelten und durch den K-T-Impakt lokal ausgelöscht wurden. Danach besiedelten sie während des Tertiärs fortschreitend die noch vorhandenen tropischen Regionen der Neuen Welt und erreichten im frühen Miozän auch die westindischen Inseln, wie *Proplebeia* aus dem Dominikanischen Bernstein zeigt. Insgesamt scheint es so, als ob Bienen und Grabwespen, ähnlich wie andere Insektenlinien (GRIMALDI & ENGEL 2005), die K-T-Massenextinktion weitgehend unbeschadet überstanden haben. Mehr noch, sie setzten ihre in

der Kreide begonnene Diversifikation fort und erreichten schließlich im Paläozän und besonders im Eozän einen ersten Höhepunkt der globalen Vielfalt.

Paläobiologie und Datierung: Jenseits der Bienen

Funde fossiler Bienen sind geografisch weit verstreut und zudem selten. Neben den Überresten der Bienen selber bleiben allerdings auch hin und wieder Spuren ihrer Aktivitäten fossil erhalten, die neben ihrer Eigenschaft als indirekter Fossilnachweis einen Einblick in die Lebensweise der Bienen ermöglichen. Dies können organische Fossilien sein, aber auch Überreste von Bienennestern. So sind beispielsweise Fossilnachweise von Blattschneiderbienen der Gattung *Megachile* relativ selten (ENGEL 1999c), die verhältnismäßig detaillierten paläobotanischen Daten liefern aber indirekte Nachweise des Vorkommens abgeleiteter *Megachile*-Arten trotz des Fehlens von Bienenüberresten selber. Zu derartigen abgeleiteten Gruppen innerhalb von *Megachile* gehören die bekannten eigentlichen Blattschneiderbienen (Abb. 2a), deren auffällige, halbkreisförmige Ausschnitte aus den Rändern von Blättern und Blüten leicht erkennbar sind. Obwohl es keine Nachweise fossiler *Megachile* aus der Fossillagerstätte Eckfeld in Deutschland (mittleres Eozän) gibt, belegen fossilisierte Blätter mit den für *Megachile*-Arten typischen Beschädigungen das einstige Vorhandensein von Blattschneiderbienen in dieser Fauna (Abb. 2b; WAPPLER & ENGEL 2003). Diese und zahlreiche andere derartige Spuren sind für die Bestimmung des Entstehungsalters von Blattschneiderbienen von großer Bedeutung und verschieben zudem das Alter basaler Gruppen der Megachilini sowie anderer, hochrangiger Teilgruppen der Megachilidae weiter nach hinten (ENGEL & PERKOVSKY 2006).

In Ergänzung derartiger paläobotanischer Nachweise können fossile Bienennester zu einem gewissen Maß bestimmte Bienengruppen oder aber zumindest das Vorkommen nestbauender Bienen in einer bestimmten Paläofauna belegen. Tatsächlich repräsentieren derartige Spurenfossilien einige der ältesten Fossilnachweise von Bienen überhaupt (ELLIOTT & NATIONS 1998; GENISE & VERDE 2000). Unzweifelhaft ist der größte Erkenntnisgewinn über die Geschichte einer Organismengruppe durch die gemeinsame Analyse aller verfügbaren Daten zu erwarten (siehe z. B. GENISE & ENGEL 2000). Allerdings müssen paläoichnologische Befunde, also Spurenfossilien, mehr noch als die paläontologischen Daten kritisch überprüft werden, bevor auf ihnen weit reichende Interpretationen aufgebaut werden, da hier die Gefahr von Fehlbestimmungen und -zuordnungen besonders groß ist. So wurde beispielsweise auf der Basis fehlbestimmter Käferfraßgänge aus der Trias der Ursprung der Bienen noch weit vor die Angiospermen und sogar noch vor den Ursprung der gesamten Aculeata gelegt (HASIOTIS et al. 1995).

Andererseits erlauben Spurenfossilien nicht selten begründete Annahmen zur Paläobiologie der Bienen. So ist es beispielsweise bei den Blattschneiderbienen möglich, das Entstehen des namengebenden Blattschneideverhaltens bis mindestens in das frühe Eozän zu datieren (ENGEL 1999c). In seltenen Fällen erlaubt der Fossilbefund sogar, bestimmte mutualistische Beziehungen zwischen Bienen und anderen Tieren zu rekonstruieren. Ein relativ gut bekanntes Beispiel ist der Bienen-Milben-Mutualismus: Bestimmte Bienen-Arten haben so genannte Acarinarien entwickelt, bei denen es sich um morphologische Körperstrukturen zur Aufnahme und zum Transport phoretischer Larvenstadien von Milben handelt. Diese Form des Mutualismus ist innerhalb der Bienen weit verbreitet und ist bei bestimmten großen Holzbienen-Arten (*Xylocopa* spp.) am stärksten ausgeprägt. Leider gibt es bei den meisten Bienengruppen, für die eine mutualistische Beziehung mit Milben nachgewiesen ist, entweder keinen Fossilnachweis oder aber die Art der Fossilerhaltung lässt keine Aussage über mögliche Milben zu. Bei einer der Bienengruppen mit Milbenmutualismus aber, den Augochlorini, gibt es doch paläobiologische Belege für die Existenz von Milben auf Bienen. Unter den rezenten Augochlorini ist diese Bienen-Milben-Verknüpfung besonders stark bei *Thectochlora alaris* ausgeprägt, die ein deutlich entwickeltes Acarinarium, eine taschen- oder höhlenartige Struktur zur Aufnahme von Milben, auf dem ersten Metasomaltergit besitzt. Die dazugehörige Milbe heißt *Thectochloracarus neotropicalis* (FAIN et al. 1999). Einige Arten der offenbar zu den Augochlorini gehörenden aber ausgestorbenen Gattung *Oligochlora* (Abb. 1e) haben ebenfalls Acarinarien an der gleichen Position, wenn diese auch schwächer als bei *Thectochlora* ausgebildet sind. Einige dieser Acarinarien sind sogar mit erkennbaren Milben erhalten (ENGEL 1996) und belegen damit, dass die enge Assoziation zwischen augochlorinen Bienen und Milben mindestens 20 Millionen Jahre alt ist. Parasiten an Bienen sind ebenfalls fossil nachgewiesen. Triungulinus-Larven – das parasitische erste Larvenstadium der Käferfamilie Meloidae – wurden auf einem Individuum von *Protolithurgus ditomeus* ENGEL aus dem mitteleozänen Baltischen Bernstein gefunden, und zwar zudem an den gleichen Positionen auf dem Bienenkörper wie bei rezenten Bienenarten (ENGEL 2005).

Die wahrscheinlich bemerkenswertesten aber auch widersprüchlichsten paläobiologischen Daten betreffen die Evolution von Eusozialität bei den corbiculaten Apinae: Wie häufig ist Eusozialität innerhalb dieser

Gruppe entstanden, und wie häufig und aus welchen Gründen sind höherrangige Taxa innerhalb dieses Monophylums ausgestorben? Der paläoentomologische Befund ist bei corbiculaten Bienen, und besonders bei Honigbienen, wesentlich umfangreicher als für jede andere Bienengruppe (ENGEL 1998; Abb. 1d). Die phylogenetischen Beziehungen zwischen den vier rezenten, höherrangigen Gruppen innerhalb der corbiculaten Bienen sind dabei allerdings umstritten (SCHULTZ et al. 2001 und hier zitierte Arbeiten). Im Fossilbefund gibt es zudem eine Vielzahl corbiculater Bienen, bei denen Merkmalssets rezenter Bienengruppen vermischt sind und deren spezifische Merkmalskombination von zentraler Bedeutung für das Verständnis der phylogenetischen Beziehungen innerhalb der Bienen ist (ENGEL 2001a). Die Kombination fossiler und rezenter Arten zu einem gemeinsamen Datensatz für phylogenetische Analysen resultiert in einer einzelnen Verwandtschaftshypothese, die die Annahme des einmaligen Ursprungs eusozialen Verhaltens und des einmaligen Ursprungs höherer Eusozialität bei corbiculaten Bienen (die „single-origin theory") unterstützt (ENGEL 2000b, 2001b; SCHULTZ et al. 2001). Bemerkenswerterweise belegen die paläontologischen Befunde das Aussterben von mindestens drei eusozialer Bienengruppen, der Electrobombini, der Electrapini (Abb. 1f) und der Melikertini (Abb. 1c), von denen die Melikertini höhere Eusozialität aufwiesen (ENGEL 2000b, 2001a, b).

Paradise Lost: Das späteozäne Aussterben und der Ursprung der rezenten Fauna

Wenn auch einige bemerkenswerte Wirbeltiere und andere Tiergruppen die K-T-Grenze nicht überschreiten konnten, haben Bienen und Grabwespen das Tertiär relativ unbeschadet von der erdgeschichtlichen Katastrophe am Ende des Mesozoikums erreicht. Das globale Klima im frühen Tertiär war weiterhin warm, und tropische und subtropische Lebensräume reichten bis weit in die nördliche Hemisphäre. Selbst Regionen wie Nordeuropa, das heute für sein kaltes Klima bekannt ist, waren ganzjährig üppig und warm. Irgendwann in der mittleren Kreide wagten sich die Bienen aus ihren eigentlichen, trockenen Habitaten und besiedelten schnell andere ökologische Zonen, so dass zu Beginn des Tertiärs eine bereits etablierte tropische Bienenfauna existierte. Bis zum Ende des Eozäns sollte sich allerdings das globale Klima signifikant ändern. Der Eozän-Oligozän-Übergang ist eine gut dokumentierte Phase klimatischer Veränderungen und Extinktionen (PROTHERO 1994). Während dieser Übergangsperiode fielen die globalen Temperaturen von durchschnittlich 22-23 °C auf 12-13 °C, und Regionen mit ehemals üppigem, warmem Klima in der Nähe der Pole wurden kalt-gemäßigt und gerieten in den nördlichsten und südlichsten Regionen sogar unter Dauerfrostbedingungen.

Nach dem jähen Rückgang der globalen Durchschnittstemperaturen an der Eozän-Oligozän-Grenze wurden die Klimabedingungen verhältnismäßig „modern", und wir sehen im Oligozän die Geburt der modernen Bienen- und Grabwespenfauna. Während sich die Bienen des Eozäns und vorhergehender Epochen als ein Konglomerat darstellten, das aus relativ wenigen Arten in rezenten oder mit diesen nah verwandten Gattungen sowie einer Vielzahl von Arten in heute ausgestorbenen, höheren Taxa bestand, gehören alle Arten des Oligozäns oder jüngerer Zeitabschnitte in moderne Familien, Unterfamilien oder Tribus. Es ist sogar so, dass die meisten im Oligozän oder später nachgewiesenen Bienen und Grabwespen problemlos rezenten Gattungen oder ihren nächsten Verwandten zugeordnet werden können.

Auch wenn die oligozäne bis pleistozäne „Neo-Bienen"-Fauna nur wenige Informationen zur Phylogenie der höheren Bienentaxa beitragen kann, liefert sie doch andere wichtige Befunde, wie beispielsweise die oben genannten paläobiologischen Daten. Einige der wohl wichtigsten Implikationen dieser Bienenfunde betreffen die spätkänozoische Biogeografie. Die oligozänen und miozänen Bienen haben einmalige Einblicke in lokale Faunenveränderungen ermöglicht. So enthält der frühmiozäne Dominikanische Bernstein beispielsweise eine bemerkenswerter Vielfalt von Bienen, die rezenten Taxa ungewöhnlich ähnlich sind. Trotzdem kommen viele der Gruppen der Paläofauna heute nicht mehr auf den Westindischen Inseln (z.B. stachellose Bienen, *Neocorynura*, *Oligochlora*, *Chilicola*) oder Hispaniola (zum Beispiel die Orchideenbienen) vor, was ein Beleg für lokale Aussterbeereignisse dieser ansonsten kontinental verbreiteten Gruppen ist (ENGEL 1995, 1996, 1999a, b; CAMARGO et al. 2000). Eine bemerkenswerte Ausnahme scheint die Bienengattung *Heterosarus* aus dem Dominikanischen Bernstein (ROZEN 1996) zu sein, von der bislang angenommen wurde, dass sie ein derartiges Aussterben repräsentiere, zu der aber seitdem eine nahverwandte, aber rezente Art auf Hispaniola gefunden wurde (ENGEL, pers. Beobachtung). Ein anderes Beispiel ist die stachellose Bienengattung *Nogueirapis*, die heutzutage ein relativ nördliches Vorkommen in Costa Rica aufweist, im Oligozän und Miozän aber eine wesentlich weitere Verbreitung inklusive des südlichen Mexikos hatte (WILLE 1959; ENGEL 2004b). Ein ähnliches Muster kann man auch bei einigen bekannteren Bienengruppen sehen, so bei den Honigbienen. Heute kommen die Riesenhonigbienen in Südostasien vor, sowohl auf dem Festland als auch auf vielen Inseln, ihre Ver-

breitung beschränkt sich aber auf den südlichen Teil Ostasiens. Zumindest im Miozän aber traten Arten von Riesenhonigbienen viel weiter nördlich auf, so zum Beispiel auf der Iki-Insel zwischen Korea und dem südlichen Japan (ENGEL 2006). Diese Region eignet sich wegen ihres gemäßigten Klimas heute nicht mehr für Riesenhonigbienen.

Epilog

Bienen und Grabwespen haben seit ihrer Entstehung vor etwa 125 Millionen Jahren bemerkenswert vielfältige, historische Prozesse durchlaufen – von der Entstehung der Blütenpflanzen bis hin zu globale Biodiversitätskrisen vor 65 und vor 34 Millionen Jahren sowie in der Gegenwart. Ihre Fossilien sind Nachweise der Komplexität und Diversität ihrer eigenen Historie. Wenn auch die morphologischen Daten von Fossilien meist lückenhaft sind, liefern die fossilen Grabwespen und Bienen einmalige Informationen insbesondere über frühe Evolutionsprozesse dieser vielfältigen Gruppen.

Zusammenfassung

Bienen (Apoidea: Anthophila) entstanden irgendwann im späteren Verlauf der Unterkreide, also vor etwa 125 Millionen Jahren, aus Grabwespen-ähnlichen Vorfahren. Die Schwestergruppe der Bienen sind wahrscheinlich die Crabronidae innerhalb der paraphyletischen Sphecidae, die etwa 90 % der bekannten Grabwespendiversität umfassen. Die paläoentomologischen Daten sind bei Grabwespen nur unzureichend untersucht, unterstützen aber die Annahme eines unterkreidezeitlichen Ursprungs der Apoidea (Bienen und Grabwespen). Kladistische, paläobotanische und paläoklimatologische Belege lassen vermuten, dass Bienen und Grabwespen in semi-ariden Gebieten Gondwanas entstanden und sich von hier aus diversifizierten. Bis zur Oberkreide hatten sich alle wesentlichen Linien etabliert und überdauerten bis in das frühe Tertiär, offenbar wenig beeinträchtigt durch das Massenaussterben an der K-T-Grenze. Stattdessen erlitten insbesondere die Bienen stärkere Verluste während der dramatischen Phase der globalen Abkühlung, die den Übergang vom Eozän zum Oligozän kennzeichnet (eine der bekannten, weniger signifikanten Massenextinktionen). In dieser Zeit starben eine Reihe von eusozialen Bienentaxa aus, und nur vier Gruppen eusozialer Bienen überlebten bis heute (die Honigbienen, die Hummeln, die Prachtbienen und die stachellosen Bienen). Phylogenetische Analysen der Beziehungen innerhalb der Bienen unter Einbeziehung der ausgestorbenen eusozialen Gruppen stützen die Annahme eines einmaligen Entstehens eusozialen und höheren eusozialen Verhaltens innerhalb dieser Bienen. Während des Oligozäns nahm die Bienen- und Grabwespenfauna kontinuierlich moderne Gestalt an, und so kann diese Epoche als Geburtsstunde der moderne Bienen- und Grabwespenfauna angesehen werden. Bienen des Oligozäns und jüngerer Fossillagerstätten belegen lokale Extinktionen (z. B. der Verlust einiger Bienengattungen von den Westindischen Inseln), relativ rezente Diversifikationsereignisse (z. B. Speziationen bei Honigbienen) sowie andere, weniger bedeutsame Evolutionsereignisse.

Dank

Wir bedanken uns bei Dr. Till Osten, der die Abbildungen 4c-d von fossilen Apoidea aus dem Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, vermittelte. Die diesem kurzen Überblick zugrunde liegenden Forschungsarbeiten wurden finanziell unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Sachmittelbeihilfe OH 81/4 an MO) und die U. S. National Science Foundation (grants EF-0341724 und DEB-0542909 an MSE).

Literatur

ALEXANDER B.A. (1992) An exploratory analysis of cladistic relationships within the superfamily Apoidea, with special reference to sphecid wasps (Hymenoptera). — Journal of Hymenoptera Research **1**: 25-61.

ALVAREZ L.W., ALVAREZ W., ASARO F. & H.V. MICHEL (1980): Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. — Science **208** (4448): 1095-1108.

ANTROPOV A.V. (2000): Digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) in Burmese amber. — Bull. Nat. Hist. Mus., Geol. **56** (1): 59-77.

CAMARGO J.M.F., GRIMALDI D.A. & S.R.M. PEDRO (2000): The extinct fauna of stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini) in Dominican amber: Two new species and redescription of the male of *Proplebeia dominicana* (WILLE and CHANDLER). — Amer. Mus. Novitates **3293**: 1-24.

CHATTERJEE S. (1997): Multiple impacts at the KT boundary and the death of the dinosaurs. — In: Comparative Planetology, Geological Education, History of Geology: Proceedings of the 30th International Geological Congress [vol. 26]. International Science Publishers, Leiden.

CREPET W.L. (1996): Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. — Rev. Palaeobot. Palynol. **90** (3-4): 339-359.

CREPET W.L. & K.C. NIXON (1998): Fossil Clusiaceae from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. — Amer. J. Bot. **85** (8): 1122-1133.

ELLIOTT D.K. & J.D. NATIONS (1998): Bee burrows in the Late Cretaceous (Late Cenomanian) Dakota Formation, northeastern Arizona. — Ichnos **5** (4): 243-253.

ENGEL M.S. (1995): *Neocorynura electra*, a new fossil bee species from Dominican amber (Hymenoptera: Halictidae). — J. New York Entomol. Soc. **103** (3): 317-323.

ENGEL M.S. (1996): New augochlorine bees (Hymenoptera: Halictidae) in Dominican amber, with a brief review of fossil Halictidae. — J. Kansas Entomol. Soc., Suppl., **69** (4): 334-345.

ENGEL M.S. (1998): Fossil honey bees and evolution in the genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae). — Apidologie **29** (3): 265-281.

ENGEL M.S. (1999a): The first fossil *Euglossa* and phylogeny of the orchid bees (Hymenoptera: Apidae; Euglossini). — Amer. Mus. Novitates **3272**: 1-14.

ENGEL M.S. (1999b): A new xeromelissine bee in Tertiary amber of the Dominican Republic (Hymenoptera: Colletidae). — Entomol. Scandinavica **30** (4): 453-458.

ENGEL M.S. (1999c): *Megachile glaesaria*, the first megachilid bee fossil from amber (Hymenoptera: Megachilidae). — Amer. Mus. Novitates **3276**: 1-13.

ENGEL M.S. (2000a): A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera: Apidae). — Amer. Mus. Novitates **3296**: 1-11.

ENGEL M.S. (2000b): Fossils and phylogeny: A paleontological perspective on social bee evolution. — In: Anais do IV Encontro sobre Abelhas. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

ENGEL M.S. (2001a): A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **259**: 1-192.

ENGEL M.S. (2001b): Monophyly and extensive extinction of advanced eusocial bees: Insights from an unexpected Eocene diversity. — Proc. Natl. Acad. Sci., USA **98** (4): 1661-1664.

ENGEL M.S. (2002): Phylogeny of the bee tribe Fideliini (Hymenoptera: Megachilidae), with the description of a new genus from southern Africa. — African Entomol. **10** (2): 305-313.

ENGEL M.S. (2004a): Fideliine phylogeny and classification revisited (Hymenoptera: Megachilidae). — J. Kansas Entomol. Soc. **77** (4): 821-836.

ENGEL M.S. (2004b): Arthropods in Mexican amber. — In: Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento [Vol. IV]. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

ENGEL M.S. (2005): An Eocene ectoparasite of bees: The oldest definitive phoretic meloid triungulins (Coleoptera: Meloidae; Hymenoptera: Megachilidae). — Acta Zool. Cracov. **48B** (1-2): 43-48.

ENGEL M.S. (2006): A giant honey bee from the middle Miocene of Japan (Hymenoptera: Apidae). — Amer. Mus. Novitates **3504**: 1-12.

ENGEL M.S. & E. PEÑALVER (2006): A Miocene halictine bee from Rubielos de Mora basin, Spain (Hymenoptera: Halictidae). — Amer. Mus. Novitates **3503**: 1-10.

ENGEL M.S. & E.E. PERKOVSKY (2006): An Eocene bee in Rovno amber, Ukraine (Hymenoptera: Megachilidae). — Amer. Mus. Novitates **3506**: 1-12.

FAIN A., M.S. ENGEL, C.H.W. FLECHTMANN & B.M. OCONNOR (1999): A new genus and species of Acaridae (Acari) phoretic on *Thectochlora alaris* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from South America. — Intl. J. Acarol. **25** (3): 163-172.

GENISE J.F. & M.S. ENGEL (2000): The evolutionary history of sweat bees (Hymenoptera: Halictidae): Integration of paleoentomology, paleoichnology, and phylogeny. — In: International Meeting on Paleoarthropodology: Abstracts. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

GENISE J.F. & M. VERDE (2000): *Corimbatichnus fernandezi*: A cluster of fossil bee cells from the Late Cretaceous-Early Tertiary of Uruguay. — Ichnos **7** (2): 115-125.

GRIMALDI D. & D. AGOSTI (2000): The oldest ants are Cretaceous, not Eocene: Comment. — Canadian Entomologist **132**: 691-693.

GRIMALDI D. & M.S. ENGEL (2005): Evolution of the Insects. — Cambridge University Press, Cambridge.

HASIOTIS S.T., DUBIEL R.F. & T.M. DEMKO (1995): Triassic hymenopterous nests: Insect eusociality predates angiosperm plants. — Rocky Mountain Sect., Geol. Soc. Am. Regional Meeting **27**: 13.

KELLER G., ADATTE T., STINNESBECK W., REBOLLEDO-VIEYRA M., FUCUGAUCHI J.U., KRAMER U. & D. STÜBEN (2004): Chicxulub impact predates the K-T boundary mass extinction. — Proc. Natl. Acad. Sci., USA **101**: 3753-3758.

KELLEY S.P. & E. GUROV (2002): Boltysh, another end-Cretaceous impact. — Meteoritics Planet. Sci. **37** (8): 1031-1043.

KOZISEK J.M. (2003): New implications for the Cretaceous-Tertiary asteroid impact theory based upon the persistence of extant tropical honeybees (Hymenoptera: Apidae). — J. Vertebrate Paleontol., Suppl. **23** (3): 69A.

MELO G.A.R. (1999): Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera), with emphasis on the crabronid wasps. — Sci. Pap., Nat. Hist. Mus., Univ. Kansas **14**: 1-55.

MICHENER C. D. (2000): The Bees of the World. — John Hopkins University Press, Baltimore.

MICHENER C.D. & D.A. GRIMALDI (1988): A *Trigona* from Late Cretaceous amber of New Jersey (Hymenoptera: Apidae: Meliponinae). — Amer. Mus. Novitates **2917**: 1-10.

OHL M. (2004): The first fossil representative of the wasp genus Dolichurus Latreille, 1809, with a review of fossil Ampulicidae (Hymenoptera: Apoidea). — J. Kansas Ent. Soc. **77**: 332-342.

OHL M. & C. BLEIDORN (2006): The phylogenetic position of the enigmatic wasp family Heterogynaidae based on molecular data, with description of a new, nocturnal species (Hymenoptera: Apoidea). — Syst. Ent. **31**: 321-337.

POINAR G.O. Jr., ARCHIBALD B. & A. BROWN (1999): New amber deposit provides evidence of early Paleogene extinctions, paleoclimates, and past distributions. — Canadian Entomologist **131**: 171-177.

POINAR G.O. Jr. & B.N. DANFORTH (2006): A fossil bee from early Cretaceous Burmese amber. — Science **314**: 614.

PRENTICE M.A. (1998): The Comparative Morphology and Phylogeny of Apoid Wasps (Hymenoptera: Apoidea). — Unpublished Ph.D. Dissertation, University of California, Berkeley.

PROTHERO D.R. (1994): The Eocene-Oligocene Transition: Paradise Lost. — Columbia University Press, New York.

PULAWSKI W.J., RASNITSYN A.P., BROTHERS D.J. & S.B. ARCHIBALD (2000): New genera of Angarosphecinae: *Cretosphecium* from Early Cretaceous of Mongolia and *Eosphecium* from Early Eocene of Canada (Hymenoptera: Sphecidae). — J. Hym. Res. **9**: 34-40.

RAVEN P.H. & D.I. AXELROD (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. — Ann. Missouri Bot. Gard. **61**: 329-391.

ROZEN J.G. Jr. (1996): A new species of the bee *Heterosarus* from Dominican amber (Hymenoptera: Andrenidae; Panurginae). — J. Kansas Entomol. Soc., Suppl. **69** (4): 346-352.

SCHULTZ T.R., ENGEL M.S. & J.S. ASCHER (2001): Evidence for the origin of eusociality in the corbiculate bees (Hymenoptera: Apidae). — J. Kansas Entomol. Soc. **74** (1): 10-16.

STEWART S.A. & P.J. ALLEN (2002): A 20-km-diameter multi-ringed impact structure in the North Sea. — Nature **418** (6897): 520-523.

TAYLOR D.W. & L.J. HICKEY (1992): Phylogenetic evidence for the herbaceous origin of angiosperms. — Plant Syst. Evol. **180**: 137-156.

WAPPLER T. & M.S. ENGEL (2003): The middle Eocene bee faunas of Eckfeld and Messel, Germany (Hymenoptera: Apoidea). — J. Paleontol. **77** (5): 908-921.

WILLE A. (1959): A new stingless bee (Meliponini) from the amber of Chiapas, Mexico. — J. Paleontol. **33** (5): 849-852.

Anschrift der Verfasser:
Dr. Michael OHL
Museum für Naturkunde
der Humboldt-Universität zu Berlin
Sektion Entomologie
Invalidenstr. 43
10115 Berlin
Germany
E-Mail: michael.ohl@museum.hu-berlin.de

Prof. Dr. Michael S. ENGEL
Division of Entomology and
Department of Ecology & Evolutionary Biology
1501 Crestline Drive-Suite #140
University of Kansas
Lawrence, Kansas 66049-2811, USA
E-Mail: msengel@ku.edu
und
Division of Invertebrate Zoology
American Museum of Natural History
Central Park West at 79th Street
New York, New York 10024-5192, USA